

# 本邦のマメ科植物に発生する PVY 群ウイルス の寄生性の比較ならびに判別植物による ウイルス検索法\*

井 上 忠 男

## I. 緒 言

本邦のマメ科植物に発生するウイルスの種類について、とくに近年、同定記載が進み、植物によってはウイルスの種類がほぼ十分に調べられたと考えられるものもある。これらのウイルスの中で、Brandes<sup>(6,7)</sup> の分類方式による PVY 群のウイルス（粒子はひも状で長さが 750 m $\mu$  前後）の占める割合は大きく、PVY 群ウイルス相互の判別は実際の同定診断の上でかなり重要である。著者は以前に<sup>(22,23)</sup> 本邦のマメ科植物に発生するウイルスの種類とそれらの判別方法について概略的な記述を行ない、ウイルス判別実験の第 1 段階に電子顕微鏡による粒子観察を行なうことが極めて有用であると述べた。さらにその記述の中で、今後解決すべき課題として

- (1) 我国に存在し、既に外国で記載のある主要なウイルスについての調査、同定、さらには抗血清の作成
  - (2) 簡便適切で、しかも総合的なウイルス判別のための検索法の設定
  - (3) とくに、約 750 m $\mu$  の長さをもつ多数のウイルス相互の判別基準の設定
- をとりあげた。

その後、1967 年までに、さらに幾つかのウイルスの同定記載が行なわれ、この分野における我々の知識は増大した。抗血清の作成はまだ必ずしも十分とはいえないにしても、前に課題としてあげたような、実用化できるウイルス判別の具体的な検索法の設定が試みられてよい時期に至ったと考えられる。

本報はマメ科植物に発生する PVY 群ウイルス相互の判別を確立するために、各ウイルスの寄主範囲を比較して調べた結果をまとめたものである。さらに、これらの結果に基づいて判別植物の反応によるウイルス検索表を植物別に作成し、今後改良補足すべき点はあるにしても、現段階における具体的な判別法の確立を試みたものである。

本文に入るに先だち、アズキ・モザイクウイルス株を分与された東京大学農学部土崎常男氏（現在植物ウイルス研究所）、ダイズ・モザイクウイルス株を分与された東北農業試験場高橋幸吉氏、終始実験に協力された岡山大学農業生物研究所光畑興二氏に感謝の意をあらわす。

\* 文部省科学研究費（総合研究）「植物ウイルスの系統に関する研究」、代表者、東北大学三沢正生教授、昭和 41、42 年度による業績。

## II. 実験材料と方法

実験に用いたウイルスは次のとおりである。

インゲン・モザイクウイルス (Bean common mosaic virus, BCMV と略記する) 1965年3月に岡山県一宮町の温室で栽培されていた黒三度インゲンの典型的な BCMV 病徴の見られる病株から分離したもので、マスターピースインゲン上で培養保存した BCM-01 株。

アズキ・モザイクウイルス (Azuki-bean mosaic virus, AzMV) 東京大学農学部 (当時) の土崎常男氏から分譲を受けた AzMV 病アズキ種子を播き、その種子伝染株から分離し、アズキ (宝) に保存したもの。

ダイズ・モザイクウイルス (Soybean mosaic virus, SMV) 東北農試の高橋幸吉氏から分譲を受けた SMV 病ダイズ種子を播き、その種子伝染病株から分離し、ダイズ (農林4号) で保存した SMV-A 株。

ササゲ・モザイクウイルス (Cowpea mosaic virus, CoMV) タキイ種苗より購入した黒種三尺ササゲの種子伝染病株から分離し、ササゲ (黒種三尺ササゲ) で保存したもの。

エンドウ・種子伝染モザイクウイルス (Pea seed-borne mosaic virus, PSbMV) 1964年2月に和歌山県印南町で採集したオランダエンドウのモザイク病徴株から分離し、エンドウ (仏国大英) やソラマメ上で保存した P202 株。

ナンキンマメ・モットルウイルス (Peanut mottle virus, PnMV) 1965年7月に岡山県倉敷市で採集したナンキンマメの軽いモザイク病徴株から分離し、ソラマメ、エンドウ、ナンキンマメなどで保存した PN-15 株。

インゲン・黄斑モザイクウイルス・ソラマメモザイク系 (Bean yellow mosaic virus, broadbean mosaic strain, BYMV-B) 1963年2月に鹿児島県指宿市で採集した房州八分ソラマメのモザイク病株から分離し、ソラマメ上で保存した V124 株。

インゲン・黄斑モザイクウイルス・エンドウモザイク系 (Bean yellow mosaic virus, pea mosaic strain, BYMV-P) 1964年11月に和歌山県御坊市で採集したオランダエンドウの鮮明な黄斑モザイク症状株から分離し、エンドウ (仏国大英)、ソラマメ上で保存した P242 株。

インゲン・黄斑モザイクウイルス・普通系 (Bean yellow mosaic virus, ordinary strain, BYMV-O) 1963年12月に静岡県伊豆半島で採集されたエンドウの軽いモザイク症状株から分離し、インゲン (マスターピース)、ソラマメ上で保存した P174 株、および、1964年8月に北海道北見市近郊で採集した大福インゲンのモザイク病徴株から分離し、インゲン、ソラマメ上で保存した BH-8 株。

インゲン・黄斑モザイクウイルス・えそ系 (Bean yellow mosaic virus, necrotic strain, BYMV-N) 1963年12月に千葉県富浦町で採集したエンドウの矮化、モザイク症状株から分離し、ソラマメ、ラジノクローバー、インゲン (マスターピース) 上で保存した P180 株、および、1962年5月に岡山県倉敷市で採集したエンドウの激しいモザイクおよび縮葉症状株から分離し、インゲン (茶白)、ラジノクローバー上で保存した P120 株。

インゲン・黄斑モザイクウイルス・ソラマメ輪紋系 (Bean yellow mosaic virus,

第 1 表 実験に用いた各ウイルスの検定植物

ウイルス 系統, 株	検定植物	BCM-01	SMV-A	P 202	PN-15	B Y M V					WMV TuMV				
		ソラマメ インドウ モザイク モザイク					普通系 えそ系								
		BCM-01	SMV-A	P 202	PN-15	V 124	P 242	P 174	BH-8	P 180	P 120	V 166	P 238	BW-3	PN-9
イン	山城黒三度	○	○	○	○										
ゲン	マスタース	○						○				○			
ン	トックロップ				○				○						
	つるなし金時				○								○		
ア	ズキ(宝)		○		○										
ダ	イズ(農林4号)			○							○				
サ	サグ(黒種三尺)										○				
エ	エンドウ(卅日絹莢)			○			○	○	○	○				○	
ソ	ラマメ				○		○	○	○	○					
キ	ウリ						○	○	○	○		○	○	○	
ベ	ボカボチャ(ボンキン)														○
ダ	イコン(宮重)														○
カ	ブ			○			○	○	○	○				○	○
	C. amaranticolor						○	○	○	○				○	○

V 166) 1965 年 5 月に岡山県成羽町で採集したソラマメの白色輪紋症状株から分離し、ソラマメ、インゲン、ダイズ（農林 4 号）上で保存した V166 株。

P 238 株 1964 年 11 月に和歌山県御坊市で採集したオランダエンドウのモザイクおよびえそ病徴の著しい病株から分離し、ソラマメ、ペポカボチャ（ボンキン）上で保存したもの。このウイルスの同定は確立していない。

カボチャ・モザイクウイルス（Watermelon mosaic virus, WMV）1964 年 11 月和歌山県印南町で採集した黒三度インゲンのモザイク症状株から分離し、キュウリ、ボンキン上で保存した BW-3 株。

カブ・モザイクウイルス（Turnip mosaic virus, TuMV）1963 年 7 月に千葉市郊外で採集したナンキンマメの輪紋モザイク病株から分離し、ダイコン、コカブ上で保存した PN-9 株。

接種試験はすべて温室内でカーボランダムを用いた汁液接種によって行ない、接種源搾汁は水を用いて作り、とくに緩衝液や還元剤などは用いなかった。*C. amaranticolor* を除いた他の植物では、接種葉と上葉からの戻し接種をそれぞれの検定植物（第 1 表）について行ない、ウイルス感染の有無を確かめた。また、dip 法試料についての電子顕微鏡による粒子観察での感染確認も随時に行なった。実験に供試したウイルス株は必ずしもすべてについて正確な粒子の長さの測定は行なっていないが、少なくとも 20~30 個以上の粒子について調べ、いずれも長さ約 750 m $\mu$  前後のひも状であることが確かめられている。

### III. 実 験 結 果

#### 1. 供試ウイルスの寄生性の特徴

約 20 種の判別植物を用いて調べた各供試ウイルスの寄生性を第 2 表に示した。ここに用いた判別植物の種類は、これらのウイルス相互を見わけするのに十分と思われる範囲に限ったが、ここにあげたものの他にもウイルスの判別に有用なものがあることはもちろんである。この表にあげていない植物も含めて、各ウイルスの寄生性の特徴を以下に記述する。

BCMV——品種によって多少異なるが、インゲンに葉脈緑帯を基調にしたモザイク病徴をあらわし、病葉は葉の裏面に向って巻いて変形する場合が多い（山城黒三度、マスターピースなど）（第 1 図 A）。また、モザイク斑は明瞭でなく葉色がうすれ、葉の表面が粗くちぢれたようになる場合もある（トップクロップなど）。ダイズの接種葉およびアズキに無病徴感染が認められるが、他の植物には感染が起らない。

AzMV——アズキに葉脈緑帯を基調にしたモザイクや捲葉、縮葉などの病徴をあらわす。山城黒三度インゲンの接種葉にえそ斑点を生じて、上葉にはモザイクおよび軽いえそをあらわして萎縮する。つるなし金時インゲンにも全身感染する。レンゲやゴマに軽いモザイク病徴を生じ、ダイズに無病徴感染が認められるが、その他の植物には病原性が無い。

SMV——ダイズに葉脈緑帯を基調とするモザイクや捲葉、縮葉などの病徴をあらわし、山城黒三度、およびつるなし金時インゲンに AzMV によるものに似た全身病徴、レンゲにモザイク病徴をあらわし、アズキの全身サムスンタパコの接種葉に無病徴で感染する。

第 2 表 本邦のマメ科植物に発生するウイルス (長さ約 750 m $\mu$  も状) の寄生性の比較  
.....とくに Bean yellow mosaic virus を中心にして

[illegible]

M: 主として全身モザイク  
 N, N: モザイクが主体、えそも顯著で枯死することもある  
 N, M: えそが主な病徴で枯死する場合が多いが、激しいモザイクを生じ、生きのびることあり  
 I: 局部病斑、全身感染しない、L(I): 接種葉無病徴感染 S: 全身感染  
 —: 感染しない

その他の植物への病原性は認められない。

CoMV——ササゲに鮮明な病徴をあらわし、葉脈緑帯、モザイク、捲葉が顕著に認められる(第1図B)。アズキ、クロタラリア、レンゲ、ゴマにもモザイク病徴、山城黒三度インゲンに AzMV, SMV 類似の全身病徴をあらわし、ソラマメの接種葉や上葉に輪点状の大形斑点を生ずる。サムスンタバコの接種葉に無病徴感染する。

PSbMV——エンドウでの葉色のうすれ、葉のねじれ、モザイクなどが特徴であり(第1図C)、ソラマメでは鮮明なモザイク斑、萎縮が顕著な病徴である。BYMV 抵抗性の Wisconsin Perfection や New Season などの品種にも病原性がある。この他の2,3のマメ科植物などに病原性が認められるが寄主範囲は狭い。

PnMV——ナンキンマメにおける病徴は後述する TuMV による病徴に比べて軽く、不鮮明なモザイクであるが、夏の高温時には病徴が消失する。ソラマメでの病徴は不鮮明な退緑斑点によるモザイク、エンドウでは軽い葉脈退緑病徴である。C. amaranticolor に病原性がなく、N. rustica の若い接種葉に退緑斑点を生じることもある。トッブクロップやつるなし金時などのインゲンの接種葉に鮮明なえそ斑点を生じる。BYMV 抵抗性の Wisconsin Perfection エンドウにも病原性がある。種子伝染の疑いがある。

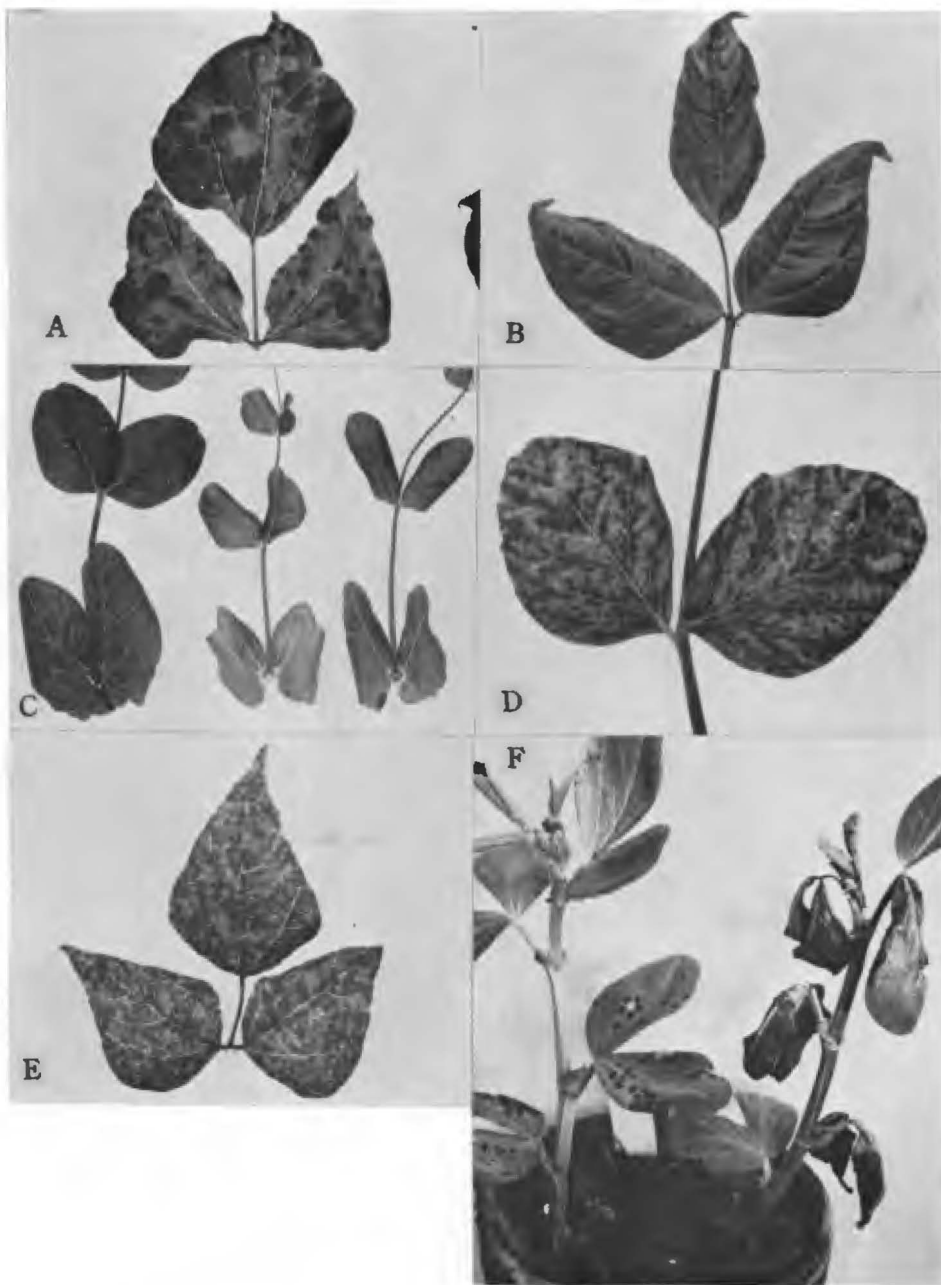
BYMV-B——ソラマメ、エンドウに通常えそを伴わない軽いモザイク病徴。インゲンの山城黒三度、つるなし金時以外の品種には全身感染しない。C. amaranticolor の接種葉に見られる局部病斑は輪郭の不鮮明な比較的大形の退色斑点である。Wisconsin Perfection エンドウ、タバコ類、フリジャ、ゴマなどに病原性が認められない。ソラマメで低率の種子伝染が起る場合がある。

BYMV-P——エンドウやソラマメに通常えそを伴わない鮮明な黄斑モザイク病徴をあらわす(第1図D)。山城黒三度やつるなし金時以外のインゲンには全身感染しない。タバコ、N. rustica の接種葉に無病徴感染するが、ゴマ、フリジャ、Wisconsin Perfection エンドウなどには病原性が認められない。

BYMV-O——分離株によって多少寄主反応の異なる場合も多いが、ソラマメ、エンドウ(Wisc. Perfection を除く)に軽いモザイク病徴、インゲンの多くの品種に縮葉を伴う明瞭なモザイク病徴をあらわす(第1図E)。ダイズ、クロタラリア、レッドクローバー、ゴマ、フリジャなどにもモザイク病徴をあらわし、タバコ、N. rustica の接種葉に無病徴で感染が起る。

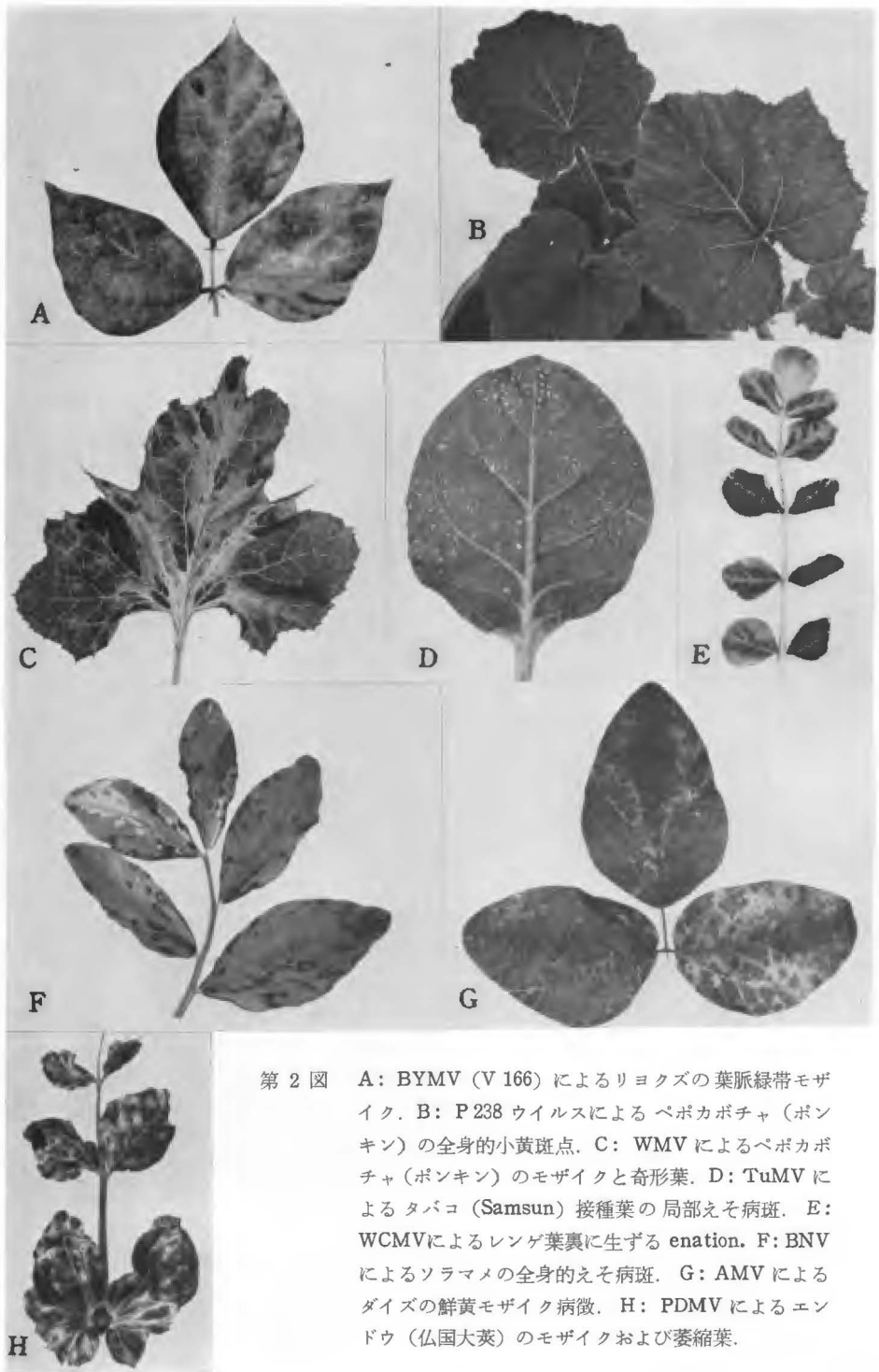
BYMV-N——分離株によって病原性に多少の差異も認められる。ここに用いたウイルス株ではP120株による病徴はとくに激しい。インゲン、エンドウ(Wisc. Perfection を除く)、ソラマメ、レンゲ、レッドクローバー、ゴマなどにえそ病徴および激しいモザイク、萎縮をおこして枯死させる場合も多い(第1図F)。フリジャにもえそを伴うモザイク病徴をあらわし、ラジノクローバーに軽いモザイク斑を生じる。キュウリ、ヒャクニチソウ、ホウレンソウ、タバコ、N. rustica の接種葉にしばしば局部退緑斑点またはえそ病斑を生じる。

BYMV-V 166株——ソラマメに淡黄～灰白～褐色の輪紋斑を生じ、エンドウには極めてかすかなモザイク斑をあらわす。ダイズ、インゲン、アズキ、ササゲ、リョクズ(第2図A)に捲葉を伴う明瞭な葉脈緑帯モザイク症状をあらわすのが特徴である。ゴマには病原性が認められるが、Wisc. Perfection エンドウやフリジャには病原性が認められない。



第 1 図 A: BCMV によるインゲン（大手亡）のモザイク病徴。B: CoMV によるササゲ（黒種三尺）の葉脈緑帯モザイク。C: PSbMV によるエンドウ（仏国大莢）の退色と葉のねじれ、左端は健全葉。D: BYMV-P によるエンドウ（仏国大莢）の鮮黄モザイク。E: BYMV-O によるインゲン（マスターピース）のモザイク病徴。F: BYMV-N によるソラマメのえそ病徴。接種葉のえそ斑点病徴と全身えそ。





第 2 図 A: BYMV (V 166) によるリヨクズの葉脈緑帯モザイク. B: P 238 ウイルスによるペポカボチャ (ボンキン) の全身的小黄斑点. C: WMV によるペポカボチャ (ボンキン) のモザイクと奇形葉. D: TuMV によるタバコ (Samsun) 接種葉の局部えそ病斑. E: WCMV によるレンゲ葉裏に生ずる enation. F: BNV によるソラマメの全身のえそ病斑. G: AMV によるダイズの鮮黄モザイク病徴. H: PDMV によるエンドウ (仏国大英) のモザイクおよび萎縮葉.



P238株——BYMVとWMVとの中間的な寄主範囲のウイルスである。エンドウ、ソラマメ、スイートピーなどに著しいえそ病徴とモザイク病徴をあらわし、山城黒三度やつるなし金時などのインゲン品種やゴマにも全身モザイクとえそ病徴を示す。タバコ類やフリジヤには病原性はないが、ペポカボチャ、キュウリ、スイカ、マクワウリなどウリ科植物に病原性が認められる(第2図B)。ウリ類での病徴はWMVによるものとは異なり、ペポカボチャやキュウリでは微小な黄色斑点病徴である。

WMV——エンドウやインゲンから分離されるWMVはエンドウに軽いモザイクおよび中位以下の節の葉枯れを病徴としてあらわす。ソラマメでは葉脈沿いの退緑斑によるモザイク病徴、キュウリ、カボチャ、マクワウリ、スイカなどのウリ類では葉脈緑帯モザイク、葉の変形などの病徴となる(第2図C)。山城黒三度の他、つるなし金時にも全身感染する場合もあり、ササゲ、アズキにもまれに感染することがある。タバコ類やフリジヤには病原性が認められない。

TuMV——マメ科植物ではナンキンマメだけから分離されているが、ナンキンマメ以外のマメ科植物への汁液接種ではソラマメに局部病斑が見られるだけである。サムスタバコの接種葉に褐色の局部病斑を生じ(第2図D)、*N. glutinosa*, *N. rustica*には全身感染する。ハクニチソウ、センニチコウ、ハウレンソウにも病原性があり、ダイコン、カブ、ハクサイ、キャベツなどアブラナ科植物にモザイクやえそ病徴をあらわす。

## 2. 判別植物を用いた植物別のウイルス検索法の試案

上述の実験で得られた各ウイルスの寄主範囲と病徴の特徴から、各種のマメ科植物に発生するウイルスを適当な判別植物を用いて検索することは可能と思われる。PVY群以外の汁液接種可能なウイルス(いわゆる球状ウイルスも含めて)もあわせて、我国における

第3表 本邦のインゲンに発生するウイルスの判別植物に対する反応

判別植物	ウイルス	長さ約750mμ ひも状				径30mμ 球状
		BCMV	BYMV-O	BYMV-N	WMV	CMV-Le
インゲン (トップクロープ)		VB, M	M	N, D	—	M
エンドウ (卅日絹莢)		—	M	N, D	m, n	M
ソラマメ		—	M	N, D	m	N
ベチュニア		—	—	—	—	M
ペポカボチャ (ボンキン)		—	—	—	M	M
<i>C. amaranticolor</i>		—	L, (S)	L, S	L	L

VB: 葉脈緑帯

VC: 葉脈退緑

M: モザイク

N: えそ

D: えそ→枯死

Stu: 著しい萎縮

CS: 退緑斑点

小文字は軽い病徴を示す

L: 接種葉局部病斑

S: 全身感染

NS: えそ斑点

( ): ときに、またはウイルス株によって感染が起る

/: ウイルス系統、株によって病徴が異なる

I: 無病徴全身感染

L(I): 接種葉無病徴感染

主なマメ科植物、インゲン、アズキ、ダイズ、ササゲ、ナンキンマメ、エンドウ、ソラマメ、およびクローバー類につき、植物別にウイルス検索法を作成してみた。判別植物の反応表の他に、いわゆる検索表の形式でまとめてみたが、これとは別の項目や順位によった検索表も作成可能である。判別植物の選定にあたっては、*Nicotiana* 属植物は専売公社の許可監督の下に育苗しなければならず、実際判別法を普及するためには必ずしも一般的でないと考えられるので、判別植物反応表では除外することにした。

## インゲン

我国のインゲンに発生するウイルスの種類は BCMV<sup>(1,2,30,32)</sup>, BYMV-O<sup>(32)</sup>, BYMV-N<sup>(32)</sup>, WMV (井上, 未発表), キュウリモザイクウイルスのマメ科系統 (CMV-Le)<sup>(30,32)</sup> が知られている。WMV は和歌山県下で採集されたことがあるだけであるが、この他のウイルスはほぼ全国的に発生しているものと考えられる。これらの各ウイルスは第3表に示すように、インゲン (トップクロープ), エンドウ (卅日絹莢), ソラマメ, *C. amaranticolor*, ペポカボチャ (ボンキン), ペチュニアを判別植物に用いればほぼ確実に判別できるものと思われる。BYMV-O と BYMV-N との区別はマメ類での病徴の相異から知ることができる。このような判別植物の反応に基づいたウイルス検索表が第4表である。

第4表 本邦のインゲンに発生するウイルスの検索表

A. エンドウ, ソラマメ, <i>C. amaranticolor</i> に病原性がなく、インゲンでは主として葉脈緑帯病徴。粒子は約 750m $\mu$ のひも状.....		BCMV
B. エンドウ, ソラマメ, <i>C. amaranticolor</i> に病原性があり、粒子は約 750 m $\mu$ のひも状		
1. インゲンの多くの品種に通常えそを伴わないモザイク病徴.....		BYMV-O
2. インゲンの多くの品種に全身えそ病徴.....		BYMV-N
3. 山城黒三度, つるなし金時など以外のインゲン品種には病原性がなく、キュウリ, カボチャなどウリ科植物にモザイク病徴.....		WMV
C. エンドウ, ソラマメ, <i>C. amaranticolor</i> に病原性があり、粒子は径約 30 m $\mu$ の球状。 <i>N. glutinosa</i> , ペチュニアなどにモザイク病徴.....		CMV-Le

## アズキ

これまでに AzMV<sup>(5,17,18)</sup>, CoMV<sup>(6)</sup>, CMV-Le<sup>(6)</sup> の3種のウイルスの発生が確かめられている。発生分布についてはまだあまりよく分っていないが、おそらくどのウイルスも全国的に発生しているものと思われる。第5表および第6表のように、アズキ, ソラマメ, インゲン (山城黒三度, トップクロープ) *C. amaranticolor*, ペチュニア,

第5表 本邦のアズキに発生するウイルスの判別植物に対する反応

判別植物	ウイルス	ウイルス粒子		
		長さ約 750 m $\mu$	ひも状	径 30m $\mu$ 球状
		AzMV	CoMV	CMV-Le
アズキ (宝)		V B, M	M	M
ソラマメ		—	N S, m	N
インゲン (トップクロープ)		—	—	M
ペチュニア		—	—	M
ペポカボチャ (ボンキン)		—	—	M
<i>C. amaranticolor</i>		—	L	L

ペポカボチャを用いることにより各ウイルスを判別することができよう。

第 6 表 本邦のアズキに発生するウイルスの検索表

A. ソラマメ, <i>C. amaranticolor</i> に病原性がなく, アズキでは主として葉脈緑帯病徴. 粒子は約 750 m $\mu$ のひも状.....		AzMV
B. ソラマメ, <i>C. amaranticolor</i> に病原性があり		
1. インゲン (山城黒三度などを除く), ペチュニア, ポンキンに病原性がない 粒子は長さ約 750 m $\mu$ のひも状.....		CoMV
2. インゲン, ペチュニア, ポンキンに全身病徴. 粒子は径約 30 m $\mu$ の球状.....		CMV-Le

サ サ ゲ

第 7 表 本邦のササゲに発生するウイルスの

判別植物に対する反応

ササゲでは CoMV<sup>(5,14,17)</sup> の他に CMV-Le<sup>(5,30)</sup>, エンドウ萎縮モザイク (PDMV)<sup>(6)</sup> の発生が知られている。関東地方, 中国地方のどちらでもこれら 3 種のウイルスが採集されているので, 発生分布はいずれも全国的と思われる。第 7 表のように, ササゲ, エンドウ, *C. amaranticolor*, ペチュニア, ペポカボチャ

判別植物	ウイルス	長さ約 750 m $\mu$ のひも状	径 30 m $\mu$ の球状	球状
		CoMV	CMV-Le	PDMV
サ サ ゲ (黒 種 三 尺)		V B, M	M, n	m
エ ン ド ウ (卅 日 網 莢)		—	M	M, n, Stu
ペ チ ュ ニ ア		—	M	M
ペポカボチャ (ポ ン キ ン)		—	M	—
<i>C. amaranticolor</i>		L	L	L, S

ゃを用いてこれら 3 種のウイルスは判別できる。これらを検索表形式にして第 8 表に示した。

第 8 表 本邦のササゲに発生するウイルスの検索表

A. ポンキン, ペチュニア, エンドウに全身感染. 粒子は径約 30 m $\mu$ の球状.....		CMV-Le
B. ポンキンに病原性がない		
1. ペチュニアにモザイク, エンドウにモザイクやえそ病徴. 粒子は球状.....		PDMV
2. ペチュニア, エンドウに病原性がなく, ソラマメに全身病徴, <i>C. amaranticolor</i> に局部病斑, ササゲで明瞭な葉脈緑帯病徴.....		CoMV

ダ イ ズ

第 9 表 本邦のダイズに発生するウイルスの

判別植物に対する反応

SMV<sup>(37,41)</sup>, BYMV<sup>(37)</sup>

アルファルファ・モザイクウイルス (AMV)<sup>(30,37)</sup> (第 2 図 G) は全国的に発生していると見られ, ダイズ萎縮病ウイルス (SSV)<sup>(37,40,41)</sup> は東北地方を中心に分布しているといわれる<sup>(37)</sup>. これら 4 種のウイルスは第 9 表および第 10 表に示したように, ダイズ

判別植物	ウイルス	長さ約 750 m $\mu$ のひも状		径 30 m $\mu$ の球状	マニ状
		SMV	BYMV	SSV	AMV
ダ イ ズ (農 林 4 号)		V B, M	M	Ma, Stu	M
イ ン ゲ ン (トッブクロップ)		—	M	—	L
エ ン ド ウ (卅 日 網 莢)		—	M	—	N
サ サ ゲ (黒 種 三 尺)		—	—	L/S	L/S
リ ョ ク ズ		—	—	L	L
ペ チ ュ ニ ア		—	—	—	M
<i>C. amaranticolor</i>		—	L, (S)	L	L, S

第 10 表 本邦のダイズに発生するウイルスの検索表

A. インゲン, エンドウに病原性がない	
1. リョクズ, <i>C. amaranticolor</i> , タバコ (全身) に病原性がない. 粒子は約 750 m $\mu$ のひも状. ダイズでは主に葉脈緑帯病徴.....	SMV
2. リョクズ, <i>C. amaranticolor</i> に局部病斑. タバコに無病徴全身感染. 粒子は径約 30 m $\mu$ の球状.....	SSV
B. インゲン, エンドウに病原性がある	
1. ペチュニア, タバコにモザイク病徴. 多くの場合インゲンに明瞭な局部えそ病斑, 粒子は約 36~58 $\times$ 18 m $\mu$ のマユ形.....	AMV
2. ペチュニアに病原性がなく, インゲンに全身感染, 粒子は長さ約 750 m $\mu$ のひも状.....	BYMV

(農林 4 号), インゲン(トッブクロップ), エンドウ(卅日絹莢), リョクズ, *C. amaranticolor*, ペチュニアを用いて判別することができる.

#### ナンキンマメ

千葉県以西のナンキンマメにウイルスの発生が知られているが, そのほとんどのものは PnMV であり (27, 30, 32), TuMV (29, 30, 31) の発生は比較的少ないものと思われる. 第 11 表および第 12 表にあげたように, この両ウイルスはナンキンマメの他に, エンドウ, *C. amaranticolor*, ダイコンに接種すれば容易に区別することができる.

第 12 表 本邦のナンキンマメに発生するウイルスの検索表

第 11 表 本邦のナンキンマメに発生するウイルスの判別植物に対する反応			
判別植物	ウイルス	ウイルス粒子 長さ約 750m $\mu$ ひも状	
		PnMV	TuMV
ナンキンマメ		m	M
エンドウ (卅日絹莢)		m	—
ダイコン		—	M
<i>C. amaranticolor</i>		—	L, S

A. ダイコン, <i>C. amaranticolor</i> に病原性があり, エンドウに病原性がない. 粒子は長さ約 750m $\mu$ のひも状, ナンキンマメでは黄白色の輪紋モザイク病徴.....	TuMV
B. ダイコン, <i>C. amaranticolor</i> に病原性がなく, エンドウに軽いモザイク病徴. ナンキンマメでは不鮮明な軽いモザイク, 粒子は長さ約 750m $\mu$ のひも状.....	PnMV

#### ソラマメ, エンドウ

ソラマメ, エンドウに発生するウイルスの種類は多く, BYMV-B<sup>(30, 32, 35)</sup>, BYMV-P<sup>(32)</sup>, BYMV-O<sup>(30, 32)</sup>, BYMV-N<sup>(30, 32)</sup>, PSbMV<sup>(26)</sup>, PDMV<sup>(30, 31)</sup> (第 2 図 H) の各ウイルスが両方の植物に発生する, さらにエンドウでは WMV<sup>(24, 30, 31)</sup>, ホワイトクローバー・モザイクウイルス (WCMV)<sup>(25, 31)</sup> (第 2 図 E), CMV-Le<sup>(16, 30, 31)</sup> が, ソラマメには V 166 (BYMV) (井上, 本報), ソラマメ・えそモザイクウイルス (BNV)<sup>(8, 9, 10, 32)</sup> (第 2 図 F) が発生している. BYMV の各系統, CMV-Le はほぼ全国的に分布するものと思われるが, BNV は九州地方<sup>(10)</sup>, WMV は伊豆以西<sup>(23)</sup>, PDMV は関東以西, PSbMV は和歌山県下<sup>(28)</sup>,

第 13 表 本邦のソラマメ、エンドウに発生するウイルスの判別植物に対する反応

ウイルス粒子 判別植物	長 さ 約 750 mμ										長 さ 約 500mμ ひ も 状		長 さ 約 25mμ 短 棒 状		長 さ 約 30 mμ 球 状	
	PnMV	PSbMV	BYMV-B	BYMV-P	BYMV-O	BYMV-N	(V166)	(P238)	WMV	WCMV	BNV	PDMV	CMV-Le			
ソラマメ	m	M, Stu	M	M	M	N, M, D	CS	M, N	m	m	N, m	M, N	N			
エンドウ (卍日網莢)	m	m	m	-M	M	N, M, D	m	N, M, Stu	m, n	m	N, m	M, N, Stu	M			
エンドウ (Wisconsin Perfection)	m	m	-	-	-	-	-	-	-	-	N, m	M, N, Stu	M			
大豆 (農林 4 号)	M	-	-	-	M	M, n	VB, M	-	-	m	-	m	-			
大豆 (宝)	M	-	-	-	-	M	VB, M	L(I)	-	m	-	m	M			
インゲン (トップクロープ)	L	-	L(I)	L(I)	M	N, D	VB, M	L	-	m	-	-(L)	M			
ペチュニア	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	M	M			
ペポカボチャ (ボニン)	-	-	-	-	-	-	-	CS	M	-	-	-	M			
C. amaranticolor	-	L	L, (S)	L, (S)	L, S	L, S	L	L	L	-	L	L, S	L			

V166 は岡山県下での発生が知られている。これらの各ウイルスは第 13 表にあげたソラマメ、エンドウ (卍日網莢および Wisconsin Perfection)、ダイズ、アズキ、インゲン (トップクローパー)、ペチュニア、ペポカボチャ、*C. amaranticolor* の 9 種の植物の反応で判別できると考えられる。検索表形式にまとめたのが第 14 表である。

#### クローバー類

レッドクローバー、ホワイトクローバー、スイートクローバー、アルファルファなどのクローバー類に発生することの分っているウイルスは BYMV<sup>(12, 13, 16, 20, 30)</sup>, WCMV<sup>(30)</sup>, AMV<sup>(3, 19, 30, 42)</sup>, PDMV<sup>(4, 30, 31)</sup>, CMV-Le<sup>(39)</sup> などである。これらの各ウイルスは第 15 表や第 16 表に示したように、レッドクローバー、ホワイトクローバー、ソラマメ、エンドウ (卍日網莢)、インゲン (トップクローパー)、ペチュニア、ペポカボチャ、*C. amaranticolor* の各植物を用いて判別できる。

#### IV. 考 察

植物ウイルスの分類にあたってウイルスのどのような性質に基づくかということについては議論の多いところであるが、粒子の形態は重要な基準の一つと考えられる。しかし、桿状ウイルスの場合、粒子の形態がほとんど同じと見られるものの中にも、それぞれ別の common name で呼ばれる幾つかのウイルスが含まれる場合が普通である。また、ウイルス判別の有力な手段の一つと見られている血清学的性質にしても、現段階では各ウイルスを明確に区別す

第 14 表 本邦のソラマメ、エンドウに発生するウイルスの検索表

A. ペチュニア, ポンキン, <i>C. amaranticolor</i> に病原性がない	
1. インゲン (トップクロープ) に局部えそ斑点, ラヂノクローパー, レッドクローパーに病原性がない. 粒子は長さ約 750 m $\mu$ のひも状	PnMV
2. インゲン, ラヂノクローパー, レッドクローパーに全身病徴. 粒子は長さ約 500 m $\mu$ のひも状	WCMV
B. ペチュニア, ポンキン, <i>C. amaranticolor</i> に病原性があり, ダイズに病原性がない. 粒子は径約 30 m $\mu$ の球状	
	CMV-Le
C. ペチュニア, <i>C. amaranticolor</i> に病原性があり, ポンキンに病原性がない. エンドウ, ソラマメに明瞭なモザイクやえそ病徴, 粒子は球形	
	PDMV
D. ポンキン, <i>C. amaranticolor</i> に病原性があり, ペチュニアに病原性がない	
1. ポンキンに全身黄色小斑点病徴. エンドウ, ソラマメにえそおよびモザイク病徴. 粒子は長さ約 750 m $\mu$ のひも状	P 238
2. ポンキンに明瞭なモザイク病徴. エンドウ, ソラマメに不明瞭なモザイク病徴. 粒子は長さ約 750 m $\mu$ のひも状	WMV
E. ペチュニア, ポンキンに病原性がなく, <i>C. amaranticolor</i> に病原性あり	
1. 卅日絹莢および Wisconsin Perfection エンドウに全身感染する	
i. エンドウに主としてえそ病徴. 粒子は径 25 m $\mu$ の短桿状	BNV
ii. エンドウに退色, 捲葉, モザイク病徴. 粒子は長さ約 750 m $\mu$ のひも状	PSbMV
2. 卅日絹莢エンドウに病原性があり, Wisconsin Perfection エンドウには病原性がない. 粒子は長さ約 750 m $\mu$ のひも状	
i. インゲンの多くの品種にモザイク病徴. ササゲに病原性がない	BYMV-O
ii. インゲンの多くの品種に葉脈緑帯病徴. ササゲに病原性がある	V 166
iii. インゲンの多くの品種にえそ病徴. ラヂノクローパーに全身感染	BYMV-N
iv. 山城黒三度, つるなし金時など少数の品種を除き, インゲンに全身感染しない	
a. エンドウ, ソラマメに鮮明な黄斑モザイク病徴	BYMV-P
b. エンドウ, ソラマメに軽いモザイク病徴	BYMV-B

第 15 表 本邦のクローパー類に発生するウイルスの判別植物に対する反応

判別植物	ウイルス	長さ約 750 m $\mu$ ひも状		マユ状	球状	径 30 m $\mu$ 球状	長さ約 500 m $\mu$ ひも状
		BYMV-O	BYMV-N	AMV	PDMV	CMV-Le	WCMV
レッドクローパー		(M)	N, M, D	M	—	M	m
ホワイトクローパー		—	M	M	—	M	m
ソラマメ		M	N, M, D	N	M, N	N	m
エンドウ (卅日絹莢)		M	N, M, D	N	M, N, Stu	M	m
インゲン (トップクロープ)		M	N, D	L/S	(L)	M	m
ペチュニア		—	—	M	M	M	—
ペポカボチャ (ボンキン)		—	—	—	—	M	—
<i>C. amaranticolor</i>		L, (S)	L, S	L, S	L, S	L	—

第 16 表 本邦のクローバー類に発生するウイルスの検索表

A. ソラマメ, エンドウに軽いモザイクやえそ病徴. <i>C. amaranticolor</i> に病原性がない. 粒子は長さ約 500 m $\mu$ の ひも状		WCMV
B. ソラマメ, エンドウ, <i>C. amaranticolor</i> に病原性がある		
1. ベチュニア, ポンキンに病原性あり, 粒子は径約 30 m $\mu$ の球状		CMV-Le
2. ベチュニアに病原性があり, ポンキンに病原性がない		
i. レッドクローバー, ラヂノクローバーにモザイク. 多くの場合インゲンに明瞭な局部えそ病斑. エンドウに不明瞭な全身病徴. 粒子は約 36~58 $\times$ 18 m $\mu$ のマニ形		AMV
ii. レッドクローバー, ラヂノクローバーに病原性がない. 少数のインゲン品種に不明瞭な局部病斑. エンドウに明瞭なモザイク病徴. 粒子は球形		PDMV
3. ベチュニア, ポンキンに病原性がない. 粒子は長さ約 750 m $\mu$ のひも状		
i. ソラマメ, エンドウ, インゲンに主としてモザイク病徴		BYMV-O
ii. ソラマメ, エンドウ, インゲンに主としてえそ病徴		BYMV-N

ることが常に可能であるかどうか, まだ十分に明らかになっていないとはいえない. マメ科植物に発生するウイルスの中, Brandes の分類<sup>(6,7)</sup> による PVY 群ウイルスをとってみてもその例外ではない. すなわち, 粒子の形態で厳密な区別が困難なこれら PVY 群の各ウイルスを区別するのに, 血清学的方法で類別できれば好都合であるが, 血清反応試験(とくに凝集反応)で見られた反応域の差異だけをウイルス分類の基準にすることは現段階ではまだ問題が多いと見るべきであろう. ウイルスをそれぞれの common name で区別して行く限り, 粒子の形態, 血清学的性質だけでなく, 従来永年にわたって用いられてきた寄生性も重視する必要がある, これらを総合してウイルスを判別し, 分類することが妥当といえよう.

マメ科植物に発生するウイルス, とくに, BYMV およびその関連ウイルスについて, 判別分類の面から従来問題がなかったとはいえず, むしろ, 場合によっては混乱が生じている点もある. 例えば, 以前から Pea mosaic virus (PMV) はインゲンに病原性のない点を重視して BYMV とは別種のものとして取り扱われてきたが<sup>(11,38,44)</sup>, 近年に至り, インゲンの品種によっては PMV に感染することが明らかにされ<sup>(39,43)</sup>, PMV と BYMV との区別はかなり不明確なものになっている. 我国に存在し PMV に該当すると思われるウイルスは本報で BYMV-B, BYMV-P としたものであるが, 本報の結果でも明らかのように, これらはインゲンの幾つかの品種に全身感染が認められるものである. このように, 寄生性に決定的な,あるいは幅広い差異がない限り, これを別種のウイルスとして取り扱うことは後日の混乱を招くおそれがあるので, ウイルスを判別分類する場合には寄生性だけでなく総合的な判断にもとづく必要のあることは言をまたない. 著者は本報の結果から, インゲンに対する病原性の有無よりは, むしろ, BYMV 抵抗性といわれる Perfection type のエンドウ品種 (Wisconsin Perfection や New Season など) への病原性の有無で BYMV を特徴づけてよいのではないかと考えた. すなわち, ほぼマメ科植物に限り比較的寄生性の広い PVY 群ウイルスでこれらエンドウ品種に病原性がないものを BYMV とし, 幾つかの系統に分けて取り扱うようにした.



本文中にも述べたように、BYMV-O, BYMV-N としたものの中にもわずかに病原性の異なる多くのウイルス株が存在するが、寄生性も重視して判別する分類上の観点からすれば、これらのわずかな病原性差異を系統間の差異とすることは混乱を助長するおそれがある。したがって、このような病原性の差異は系統内での変異と見るべきであろう。この見方を拡大して、PMV (BYMV-B, BYMV-P) の示す寄生性と他の BYMV 系統の寄生性との差異は別種のウイルスとするより BYMV 系統間の差異と見るものである。

種子伝染性の BCMV, AzMV, CoMV, SMV はいずれも他の PVY 群マメ科ウイルスに比べて寄主範囲は狭く限られており、しかも互いに異なっている。Cross protection test の結果から、AzMV と CoMV とは近縁であるという報告もあるが<sup>(17)</sup>、cross protection test の結果は常に明確な結論に至るとは限らず、場合によっては必ずしもウイルスの類縁を直接に示すものではない。また、protection が認められたからといって、二つのウイルスを同一ウイルスに統合することは不適当な場合も多い。AzMV と CoMV はそれぞれの寄生性の特徴から別種のウイルスとして取り扱かうのが現段階では妥当と思われる。PSb-MV, PnMV は上記の種子伝染ウイルスよりは広い寄生性を示すにしても、Perfection type のエンドウに病原性のあることなどから、BYMV の系統とするより別種として取り扱かう方がよいと考えられる。以上の諸ウイルスの種子伝染率はソラマメで種子伝染することもある BYMV-B のそれに比べて一般に高率であり、種子伝染性を各ウイルスの大きな特徴と考えてよいと思われる。

いわゆるマメ科植物ウイルスでないもの (WMV や TuMV) は寄主範囲の点で明らかにマメ科ウイルスとは異なっているので、強いて BYMV に関連づけた論議を行なう必要はないであろう。しかし、「P238」ウイルス株は寄主植物の種類から見ると BYMV と WMV との中間的な性質を持っているようである。BYMV の各系統と比較すれば、「P238」はウリ科植物に広く病原性がある点で異なる。また、WMV に比べると「P238」のマメ科における寄主植物の種類は WMV のそれとほぼ類似しているが、ウリ科植物にあらず病徴はまったく異なっているので、今のところ直ちにこれを WMV の系統とすることにも問題がある。このウイルスの同定分類にはさらに血清試験などの結果も必要になると考えられる。

すでに独立した別種のウイルスとして取り扱われている幾つかのウイルスを用い、粒子の形態、血清学的性質、寄生性、cross protectionなどを調べて、ウイルスの性状の相異を知ろうとする場合には比較的容易に結論を得ることができる。しかし、著者も経験したことであるが、例えば BYMV とその関連ウイルスの場合のように、分離された未知のウイルス株を同定する際に、必ずしも常に適確に、また容易に結論が得られるとは限らない。その理由の一つとして、互いにわずかな病原性の差異のあるウイルス株が比較的に数多く得られながら、同定の基準になる関連ウイルスの分類整理が十分に確立していないことがあげられよう。

我国のマメ科植物に発生するウイルス\* は植物によってはまだ十分に調査されたとはい

\* 本報には汁液接種できるウイルスだけについて記述してあるが、汁液接種できないウイルスでレンゲ萎縮病ウイルスが北陸地方のレンゲ、愛知、和歌山、岡山などの各県下のエンドウやソラマメに分布している。また、汁液で移るものでもクロタリヤから tobacco ringspot virus が、エンドウから pea streak virus 様の未同定ウイルスなどが得られているが本報の記述には入っていない。

えないものもあるが、全般的に見て近年かなり広く明らかにされ、ウイルスの実際的な判別方式を具体的に設定してもよい時期に至ったと考えられる。このために、本報では各種のマメ科作物別に我国で発生する汁液接種可能なウイルスの粒子の形態と判別植物による検索方式を設定してみた。この検索方式は、いわゆる球状ウイルスも含めて、主として幾つかの判別植物に対する接種試験だけでも既知ウイルスを判別できるように考案したものであるが、今後さらに別種のウイルスの発生が知られた場合、それに応じて修正される可能性のあることは勿論である。判別植物の選定は、この方式が実際的に広く利用され易いかどうかを左右するものと思われるので、ここではできるだけ入手し易く、育苗し易いことも考慮に入れて選定した。この観点から、例えば、タバコや *N. glutinosa* に代えてペチュニアを用いるようにしているが、本文中の各表にあげた植物に代るものが他にも幾つかあることは第2表の結果からも当然であり、利用し得る範囲で判別植物の種類を決定すればよい。

## 摘 要

本邦のマメ科植物に発生する PVY 群のウイルス（長さ約 750 m $\mu$  前後のひも状）とくに Bean yellow mosaic virus を中心にして、約 20 種の植物に汁液接種を行なって寄主範囲の比較実験を行なった。用いたウイルスはインゲン・モザイク (BCMV)、アズキ・モザイク (AzMV)、ササゲ・モザイク (CoMV)、ダイズ・モザイク (SMV)、エンドウ・種子伝染モザイク (PSbMV)、ナンキンマメ・モットル (PnMV)、インゲン・黄斑モザイク (BYMV) のソラマメ・モザイク系 (BYMV-B)、エンドウ・モザイク系 (BYMV-P)、普通系 (BYMV-O) 2 株、えそ系 (BYMV-N) 2 株、ソラマメ・輪紋系 (V166 株)、未同定の P 238 株、カボチャ・モザイク (WMV)、およびカブ・モザイク (TuMV) の各ウイルスである。

実験結果にもとづいて、PVY 群ウイルスだけでなく、本邦のマメ科植物に発生し、汁液接種可能なホワイトクローバー、モザイク (WCMV)、アルファルファ・モザイク (AMV)、キュウリ・モザイクのマメ科系統 (CMV-Le)、およびエンドウ・萎縮モザイク (PDMV) の各ウイルスも含めて、植物別に具体的な検索のための判別植物を選定して判別植物の反応表を作成し、さらに検索表の形式にもまとめた。インゲンに発生する BCMV, BYMV, WMV, CMV-Le の各ウイルスはインゲン（トップクローブ）、エンドウ（卅日絹莢）、ソラマメ、ペチュニア、ペポカボチャ、および *C. amaranticolor* を用いて判別できる。アズキの AzMV, CoMV, CMV-Le の各ウイルスにはアズキ、ソラマメ、インゲン、ペチュニア、ペポカボチャ、および *C. amaranticolor* を、ササゲでの CMV-Le, PDMV, CoMV の各ウイルスにはササゲ、エンドウ、ペポカボチャ、および *C. amaranticolor*、ダイズでは SMV, SSV, AMV, BYMV をダイズ（農林4号）、インゲン、エンドウ、ササゲ、リヨクズ、*C. amaranticolor* により、ナンキンマメの TuMV, PnMV ではナンキンマメ、エンドウ、ダイコン、*C. amaranticolor* を、エンドウやソラマメのウイルス (PSbMV, BYMV, PnMV, WMV, P 238, WCMV, BNV, PDMV, CMV-Le) にはソラマメ、エンドウ（卅日絹莢, Wisconsin Perfection）、ダイズ、アズキ、インゲン、ペチュニア、ペポカボチャ、および *C. amaranticolor* を用い、クローバー類の BYMV, WCMV, AMV, CMV-Le ではレッドクローバー、ホワイトクローバー、ソラマメ、エンドウ、インゲン、ペチ

ユニア、ペポカボチャ、および *C. amaranticolor* を判別植物にしてウイルスを検索することができる。

## 引用文献

1. 赤井重恭, 吉谷啓作. 1961. 菜豆モザイク病に関する研究 (予報). 日植病報. 26: 227.
2. 赤井重恭, 吉谷啓作. 1964. 菜豆モザイク病に関する研究 (1報). 寄主範囲—特に菜豆品種における罹病性について. 日植病報. 29: 80—81.
3. 明日山秀文, 小室康雄, 正田宏二. 1955. Alfalfa モザイクウイルスに関する研究. 枋内, 福士還暦記念論文集: 101—107.
4. 明日山秀文, 麻谷正義, 土崎常男. 1963. サブクローバーモザイク病ウイルスに関する研究. 文部省科研総合研究昭 37 成績資料: 15—22.
5. 明日山秀文, 土崎常男. 1964. ササゲおよびアズキのモザイク病に関するウイルスの種類. 文部省科研総合研究昭 38 成績資料: 45—65.
6. Brandes, J. & Wetter, C. 1959. Classification of elongated plant viruses on the basis of particle morphology. Virology 8: 99—115.
7. Brandes, J. 1964. Identifizierung von gestreckten pflanzenpathogenen Viren auf morphologischer Grundlage zugleich ein Zusammenstellung von grundlegenden Daten für die Klassifizierung dieser Viren. Mitt. Biol. Bd. Anst. Berl.: 110 pp. 130.
8. 深野弘, 横山佐太正. 1951. 蚕豆, 豌豆, カラスノエンドウの壊疽性ウイルス病 (予報). 九州農業研究. 10: 133—134.
9. 藤川 隆. 1954. 蚕豆壊疽モザイク病に関する研究 (1). 日植病報. 18: 154—155.
10. 藤川 隆. 1963. ソラマメ壊疽モザイク病とその防除法. 農及園. 38: 73—77.
11. Hagedorn, D. J. & Walker, J. C. 1954. Virus diseases of canning peas in Wisconsin. Res. Bull. Wis. Agr. Exp. Sta. 185.
12. 日野稔彦. 1960. ヘアリーベッチのモザイク病. 日植病報. 25: 21.
13. 日野稔彦. 1960. コモンベッチから分離した virus について. 日植病報. 25: 66—67.
14. Hino, T. 1960. Studies on the asparagus-bean mosaic virus. Ann. Phytopath. Soc. Japan 25: 178—186.
15. 日野稔彦. 1961. エンドウから分離したキュウリモザイクウイルス. 九州病虫研報. 7: 84.
16. 日野稔彦. 1961. コモンベッチの葉脈壊疽ウイルスについて. 日植病報. 26: 222.
17. 日野稔彦. 1962. アズキモザイクウイルスとササゲモザイクウイルスとの関係. 日植病報. 27: 82—83.
18. 日野稔彦. 1962. アズキモザイク病に関する研究. 日植病報. 27: 138—142.
19. 飯塚典男, 飯田 格. 1961. Ladino clover から分離した Alfalfa mosaic virus について. 日植病報. 26: 69.
20. 飯塚典男, 飯田 格. 1962. レッドクローバーから分離したウイルスについて. 日植病報. 27: 83.
21. Iizuka, N. & Iida, W. 1965. Studies on the white clover mosaic virus. Ann. Phytopath. Soc. Japan 30: 46—53.
22. 井上忠男. 1964. マメ科ウイルスの種類と判別. 日植病報. 29: 222—223.
23. 井上忠男. 1964. 本邦のマメ科植物に発生するウイルスの種類およびこれらの判別方法. 農

- 学研究. 50:103—116.
24. Inouye, T. 1964. A virus disease of pea caused by watermelon mosaic virus. Ber. Ohara Inst. 12: 133—144.
  25. 井上忠男. 1965. White clover mosaic virus によるエンドウのウイルス病. 農学研究 51: 1—7.
  26. 井上忠男. 1967. エンドウの種子伝染モザイクウイルス. 日植病報. 33: 38—42.
  27. 井上忠男. 1967. ナンキンマメのモットルウイルス. 日植病報. 33: 338—339.
  28. 井上忠男, 麻谷正義. 1967. ソラマメえそモザイクウイルスの諸性質. 日植病報. 33: 94—95.
  29. 井上忠男, 井上成信. 1964. Turnip mosaic virus の1系統によるナンキンマメの輪紋モザイク病. 農学研究 50: 51—60.
  30. 井上忠男, 井上成信. 1963. マメ類モザイク病ウイルスの同定. 文部省科研総合研究昭37成績資料. 23—45.
  31. 井上忠男, 井上成信. 1964. マメ類モザイク病ウイルスの同定および2, 3の他科植物から分離されたウイルスについて. 文部省科研総合研究昭38成績資料: 66—80.
  32. 井上忠男, 井上成信. 1966. マメ類ウイルスの同定, および他の2, 3のウイルスの性状ならびに同定. 文部省科研試験研究, 昭39, 40成績資料: 30—41.
  33. 井上忠男, 小室康雄, 明日山秀文. 1952. キュウリ・モザイク病バイラスに関する研究. IV. Alsike clover から分離された strain について. 日植病報. 16: 181—182.
  34. 児玉忠士, 森 武, 草柳達夫, 村山大記. 1964. アルファルファモザイクウイルス—系統の諸性質について. 日植病報. 29: 281.
  35. 小室康雄. 1961. 千葉県におけるソラマメのモザイク病の大発生. 植物防疫. 15: 254.
  36. 小室康雄, 栃原比呂志. 1964. インゲン黄斑モザイクウイルスのフリージャ分離系について. 日植病報. 29: 80.
  37. 越水幸男, 飯塚典男. 1963. 大豆のウイルス病に関する研究. 東北農試報告. 27号: 1—103.
  38. Pierce, W. H. 1935. The identification of certain viruses affecting leguminous plants. Jour. Agr. Res. 51: 1017—1039.
  39. Schroeder, W. T. & Provvidenti, R. 1966. Further evidence that common pea mosaic virus (PV 2) is a strain of bean yellow mosaic virus (BV 2). Pl. Dis. Reprtr. 50: 337—340.
  40. 高橋幸吉, 斉藤康夫, 飯田 格. 1966. ダイズ萎縮ウイルスの純化について. 日植病報. 32: 308.
  41. 高橋幸吉, 田中敏夫, 飯田格. 1963. ダイズモザイクおよび萎縮ウイルスの数種系統の発生. 日植病報. 28: 87.
  42. 都丸敦一. 1963. ホワイトクローバーから分離されたアルファルファモザイクウイルス. 日植病報. 28: 283—284.
  43. Quantz, L. 1958. Die Viroten der Leguminosen. Klinkowski, M. Pflanzliche Virologie. Band II. Berlin.
  44. Zaumeyer, W. J. & Wade, B. L. 1936. Pea mosaic and its relation to other legume mosaic viruses. J. Agr. Res. 53: 161—185.